

JAN BOCZEK

*Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego — Akademia Rolnicza
w Warszawie*

WPLYW ROŚLIN NA OWADY

We wcześniejszym artykule omówiono wpływ owadów na rośliny, obecnie oddziaływanie roślin na owady.

Roślina może stanowić dla owada kryjówkę, miejsce składania jaj lub źródło pokarmu. W tym celu owady poszukują roślin — odpowiedniego gatunku, niekiedy odmiany, wieku czy nawet stanu fizjologicznego. Wybór odpowiedniej rośliny odbywa się na 2 drogach: w wyniku „prób i błędów” i w wyniku przyciągania owada przez roślinę. Po osiedleniu się na roślinie dla żerowania owad pobiera określony pokarm i w zależności od tego przebiega jego rozwój, rozmnażanie, zachowanie się. Wpływ rośliny można rozpatrywać w odniesieniu do: osobnika danego gatunku owada lub jego populacji.

Wpływ rośliny na organizm owada

Zastanówmy się najpierw nad tym jak owad znajduje roślinę żywicielską np. na przykładzie mszyc i motyli. Uskrzydłona mszyca zrywa kontakt z rośliną i wylatuje w górę wabiona światłem nieba o krótkiej fali. Bez lotu mszyca taka nie żeruje i nie rozmnaża się. Porwana z prądami powietrza jest niesiona biernie. Później zaczyna reagować na światło odbite od roślin, o długiej fali (ponad 500 μm), zniża swój lot i następuje percepcja obrazu i barwy (często żółtej) rośliny, na której w końcu osiada. Wtedy dochodzą do głosu bodźce zapachowe rośliny. Mszyca dokonuje próbnych nakłuc i jeśli nie znajduje odpowiedniego pokarmu — odlatuje. Często, jeśli nie dostanie się do rurek sitowych odlatuje nawet z rośliny żywicielskiej. Poszczególne gatunki mogą żerować wysysając zawartość komórek epidermy, parenchymy, lecz najczęściej mszyce żerują wysysając sok z floemu. W zależności od eksploatowanej tkanki będą pobierać różny pokarm.

Inaczej wygląda sytuacja z gąsienicami motyli. Głodna gąsienica wyraźnie kieruje się w stronę zielonego koloru. O wyborze rośliny decydują jednak bodźce chemiczne — węchu i smaku. Chemoreceptory gąsienicy

znajdują się na czułkach i narządach gębowych. Gąsienice doskonale odróżniają zapachy poszczególnych gatunków roślin. Mają one na czułkach 16 komórek węchowych i na głaszczkach żuchwowych 8 ciałek zmysłu węchu. Na głaszczkach, podobnie jak na żuchwach mieszczą się także narządy smaku. Narządy zmysłu chemicznego mogą się znajdować także w gardzieli i na nogach. Zniszczenie tych organów sprawia, że głodna gąsienica może jeść rośliny, które nie są jej roślinami żywicielskimi. Każdy gatunek reaguje na inne zapachy, na inne substancje zawarte w roślinach. Jedne z nich hamują, inne stymulują żerowanie [24].

Motyl poszukujący rośliny dla złożenia jaj najpierw kieruje się bodźcami wzrokowymi, następnie reaguje na bodźce węchowe, z bliskiej odległości. Po osiedleniu się na roślinie motyl reaguje kontaktowo na określone chemostymulanty, które dopiero prowokują składanie jaj.

Związki chemiczne zawarte w roślinach, oddziaływujące na owady można podzielić na 2 grupy: 1) wpływające na zachowanie się owada i 2) wpływające na jego procesy fizjologiczne. Związki należące do grupy pierwszej, na które owad oddziałuje pozytywnie to atraktanty, arestanty i stymulanty, a jako repelenty mogą działać składniki pokarmowe (aminokwasy, węglowodany, tłuszczoce) i substancje specyficzne roślin.

Roślina odpowiednia dla owada zawiera wszystkie związki chemiczne pozytywnie oddziałujące na owada i nie posiada związków oddziałujących negatywnie. Każda zmiana w roślinie w kierunku zaburzenia tego układu czyni tę roślinę nieodpowiednią dla owada [17].

Odporność gatunkowa niespokrewnionych gatunków roślin na oligofagiczne owady jest głównie spowodowana obecnością różnych grup repelentów i deterrentów oraz braku atraktantów i stymulantów żerowania. Natomiast o odporności niektórych botanicznie spokrewnionych gatunków lub odmian roślin decyduje obecność związków hamujących procesy fizjologiczne i brak lub niezrównoważenie ilościowe składników pokarmowych.

Dwie grupy substancji zawartych w roślinie decydują o zachowaniu się owada w stosunku do niej i na niej, o jego żerowaniu na roślinie. Są to substancje pokarmowe (węglowodany, aminokwasy i białka oraz lipidy) i specyficzne związki chemiczne zawarte w roślinach (alkaloidy, glikozydy, terpeny, garbniki, olejki eteryczne, saponiny i kwasy organiczne). Obie grupy są równie ważne, chociaż przy rozważaniu poszczególnych gatunków owadów czy roztoczy jedno lub drugie mogą bardziej wpływać przyciągająco lub odpychająco. Substancje roślinne oddziałujące na rozwój i zachowanie się owadów dzielą się na allomony — korzystne dla rośliny i kairomony — korzystne dla owada odbierającego [4]. Mogą one także działać jak hormony owadów.

Sacharoza zwykle stymuluje żerowanie owadów, niekiedy podobnie

działa także glukoza (u jedwabnika morwowego), sorbitol (gąsienice żerujące na roślinach z rodziny *Rosaceae*), inozitol. Liczne aminokwasy są związkami stymulującymi żerowanie. Prolina zwiększa żerowanie bielinka. Leucyna, izoleucyna i walina stymulują żerowanie gąsienic zwójki *Adoxophyes reticulana* (H.). Żerowanie stonki ziemniaczanej potęgują sacharoza, lecytyna, L-alanina i L-seryna oraz kwas chlorogenowy a hamują alkaloidy — demisyne, tomatyna, leptina [14].

Z substancji specyficznych glikozydy często stymulują żerowanie a alkaloidy hamują je. Bielinek kapustnik bardzo silnie pozytywnie reaguje na obecność glikozydów olejku gorczycznego. Mszyca kapuściana, podobnie jak bielinek, przyciągana jest przez sinigrinę. Alkaloid sparteina przyciąga mszycę *Acyrtosiphon spartii* (Koch) żerującą na żarnowcu. Hyperycyna stymuluje żerowanie chrząszcza *Chrysomela brunswicensis*, żerującego na dziurawcu. Glikozydy: linumarin i lotaustrin wabią chrząszcza *Epilachna varirestris* żerującego na fasoli.

Składanie jaj przez tantnisię krzyżowiaczka jest regulowane równocześnie przez atraktanty i repelenty — kumaryna hamuje a sok z gorczycy stymuluje.

Liczne owady reagują pozytywnie na witaminy i sterole. Substancje specyficzne dla roślin, jak się powszechnie przypuszcza, stanowiły pierwotnie główny mechanizm obronny roślin przed zwierzętami roślinożernymi. W toku procesu ewolucyjnego poszczególne gatunki zwierząt przezwyciężyły te bariery węchowe i smakowe. Wykształciły w swoich organizmach mechanizmy, dzięki którym te substancje łatwo wydalają, rozkładają lub gromadzą. Owad może także unikać pobierania tych związków przez odpowiedni sposób żerowania. Mszyca brzoskwińowa może żerować na tytoniu, gdyż wysysa sok z floemu a nikotyna występuje lub jest transportowana głównie w ksylemie roślin tytoniu [18]. Biologia i zachowanie się owadów zostały powiązane z tymi substancjami — owady żerują i rozmnażają się wyłącznie na roślinach i produktach zawierających te substancje. Substancje te w końcu stały się podstawą mechanizmów obronnych przed pasożytami i drapieżcami [21, 22]. Owad zawierający w swoim ciele spore ilości alkaloidu czy olejku lotnego jest unikany przez inne owady czy ptaki. Owad taki może być trujący dla innych zwierząt. Buszmeni w południowej Afryce używają larw i chrząszczy pchełek z rodzajów *Polyclada* i *Diamphidia* dla zatruwania swoich strzał.

Stonka jest unikana przez liczne ptaki ze względu na zawartość solaniny. Ptak odróżnia stonkę nie po jej zapachu, lecz wykształcił sobie odruch unikania stonki powiązany z kolorem, i kształtem jej larw i chrząszczy, które wiążą się mu z nieodpowiednim pokarmem.

Asortyment i stężenie tych specyficznych substancji wahają się bardzo znacznie nie tylko w zależności od gatunku i odmiany rośliny ale

także od rejonu geograficznego, pory roku, dnia i środowiska a nawet są funkcją zmienności w populacji rośliny.

Owady, podobnie jak inne zwierzęta, dla wzrostu i rozwoju potrzebują odpowiednich ilości wody, źródeł energii (węglowodany, tłuszcze i białka), określonych soli mineralnych, aminokwasów i pewnych substancji, których nie potrafią syntetyzować. Dla wielu gatunków owadów stwierdzono podobne wymagania odnośnie do aminokwasów niezbędnych w diecie. Są to te same aminokwasy, które potrzebuje szczur: arginina, histydyna, leucyna i izoleucyna, lizyna, metionina, fenyloalanina, treonina, tryptofan i walina. Inne aminokwasy mogą być syntetyzowane. Niektóre izomery pewnych aminokwasów mogą działać toksycznie. Brak niektórych aminokwasów w pokarmie umożliwia owadom rozwój ale ogranicza ich płodność.

Jakkolwiek owady syntetyzują tłuszcze z węglowodanów i białek, nie pokrywa to zwykle ich zapotrzebowania na tłuszcze jako źródła energii, wody uzyskiwanej w procesach metabolicznych i materiałów zapasowych. Niezbędny dla owadów jest cholesterol lub niektóre sterole, które stanowią prekursorzy hormonów.

Owady nie potrzebują w swoim pokarmie witamin ACD i E natomiast niezbędne są dla nich witaminy rozpuszczalne w wodzie z grupy B. Brak tych witamin w pokarmie powoduje rozpad nabłonka jelita. Niektóre gatunki owadów wymagają ponadto dodatkowych substancji wzrostowych (witamin) (np. kwas linolowy dla *Ephestia*, karnityna dla *Tenebrio*). Jak mówiliśmy wcześniej, steroli i witamin a nawet aminokwasów mogą owadom dostarczyć symbiotyczne mikroorganizmy żyjące w ich ciele.

Liczne gatunki owadów są wielożerne, jednak każdy gatunek ma specyficzne wymagania. Dla swojego życia i rozmnażania potrzebuje określonego zestawu jakościowego i ilościowego składników w pokarmie. Owad wielożerny może mniej lub więcej zjadać, mieć mniejszą lub większą płodność w zależności od gatunku rośliny na której żeruje. Fakt nieżerowania lub nieskładania jaj nie koniecznie znaczy, że dany gatunek rośliny jest dla niego nie odpowiedni. Stonka ziemniaczana nie składa jaj na *Solanum ciliatum*, chociaż rozwój larw przebiega na tej roślinie normalnie, podobnie jak na ziemniakach. Natomiast na *S. hendersoni* larwy żerują, ale nie rozwijają się na tych roślinach. Na *S. luteum* samice stonki chętniej składają jaja niż na ziemniaku jadalnym chociaż roślina ta jest toksyczna dla larw.

W roślinach owady znajdują wszystkie podstawowe składniki pokarmowe. Wartość pożywienia dla wzrostu i rozwoju zależy jednak nie tylko od obecności określonego asortymentu komponentów i ilości poszcze-

gólnych głównych składników, ale przede wszystkim od określonej równowagi ilościowej między nimi [3].

Obecnie coraz częściej badamy wymagania pokarmowe owadów i roztoczy przez hodowanie wybranych gatunków na sztucznych pożywkach. Przez dodawanie lub eliminowanie poszczególnych składników takich pożywek wnosimy o znaczeniu tych związków chemicznych i proporcji komponentów. Dane uzyskane z tych hodowli na sztucznych pożywkach wskazują, że dwie grupy substancji mogły owadom sprawiać trudność w ewolucyjnym procesie przystosowania się do życia na roślinach. Są to białka i aminokwasy oraz sterole.

Zawartość białek w roślinach jest niższa niż w dobrych sztucznych pożywkach. Owady dobrze rozwijają się na pożywkach zawierających 25—40% suchej masy w formie białka. Tymczasem w roślinach jest tylko 4—21%, przeważnie ok. 13%. W roślinach nie ma cholesterolu, który owady najłatwiej wykorzystują, stąd albo przekształcają fitosterole w cholesterol lub korzystają z pomocy mikroorganizmów. U niektórych gatunków ten proces ewolucji osiągnął już wysoki poziom. Gąsienice *Pectinophora* sp. wolą stigmasterol roślinny od cholesterolu. Natomiast larwy śmietki cebulanki nie mogą rozwijać się na wysterylizowanym kawałku cebuli. Rozwój zachodzi bardzo dobrze jeśli w pożywce znajdują się bakterie z rodzaju *Bacillus*.

Metionina jest aminokwasem nie często występującym, w małych ilościach w roślinach, a jest koniecznym składnikiem pożywienia owadów. Zawartość poszczególnych witamin z grupy B może być w roślinach różna, zarówno jakościowo jak i ilościowo [27].

Także zawartość innych ważnych składników pożywienia owadów bywa różna w roślinach i waha się znacznie w zależności od wielu czynników.

Roślina ponadto stanowi w porównaniu ze zwierzętami → pokarm o niższej wartości energetycznej. Wskaźnik wykorzystania pokarmu roślinnego do budowy ciała i jaj (stosunek produkcji do konsumpcji) jest u roślinożerców znacznie niższy niż u drapieżców (zwykle ok. 3-krotnie niższy). Plazma komórek roślinnych zawiera ok. 5% węglowodanów.

A więc rośliny są często dla owadów żywiących się nimi pokarmem nie najlepszym a w każdym razie odbiegającym od optymalnego. Owad może się na roślinach rozwijać, ale ma to odpowiedni wpływ na długość czasu rozwoju pokolenia, śmiertelność stadiów w czasie rozwoju, płodność i długość życia imagines.

W soku roślinnym pobieranym przez mszyce z rurek sitowych stwierdza się od 5 do 25% węglowodanów (do 90% suchej masy), głównie sacharozę, a zaledwie śladowe ilości innych cukrów lub ich pochodnych (sorbitol, mannoza, fruktoza, galaktoza, maltoza). Optymalne dla gatunków

mszyc: *Myzus persicae*, *Neomyzus circumflexus* i *Macrosiphum euphorbiae* okazało się 10—25% stężenie sacharozy a 20—35% dla *Acyrtosiphum pisi*, *Aphis gossypii* i *A. fabae*. Zastępowanie sacharozy glukozą bardzo ograniczało przeżywalność wszystkich tych mszyc.

Związki azotowe także występują w roślinach w bardzo zmiennych ilościach. W soku liści porzeczek stwierdzono ich 0,32—3,77% suchej masy (0,05 do 0,22% objętości soku) a w rosie miodowej mszycy *Cryptomyzus ribis* stwierdzono 0,16—1,50% związków azotowych. Podobne ilości stwierdzono w soku wierzby (0,03—0,2% objętości soku) przy czym więcej związków azotowych było w okresie pęknięcia pąków a mniej w okresie wzrostu liści. Także skład aminokwasowy zmieniał się bardzo istotnie. W jednym przypadku w soku z floemu stwierdzono 17 aminokwasów, a w rosie miodowej tylko nie było jednego — metioniny. Dla *Acyrtosiphum pisum* najlepsze okazały się pożywki zawierające 4,3% aminokwasów, a dla *M. persicae* 3—4%, żadna mszyca nie rozwijała się przy stężeniu 1%. A więc podobnie jak przy węglowodanach, zawartość związków azotowych (aminokwasy, amidy) waha się znacznie w soku z floemu roślin, od 0,03 do 0,4% [2].

Także pH pożywki wpływa na jej jakość. Mszyce najlepiej rozwijały się na pożywkach o pH 7,3—7,6. A sok floemu ma właśnie zbliżoną wartość pH.

Wzrost zawartości związków azotowych, zwłaszcza rozpuszczalnych, sprzyjał rozwojowi i płodności mszyc. W innych doświadczeniach nie zawartość rozpuszczalnych związków azotowych lecz amidów i poszczególnych aminokwasów decydowała o rozmnażaniu mszyc. Natomiast przy wyższej zawartości K i P płodność *M. persicae* była mniejsza a znacznie wzrastała przy nadmiarze Mg, S, Cu i Zn.

Zachowanie się i wymagania różnych gatunków mszyc są różne. Wpływ pożywienia może dotyczyć także liczebności występowania poszczególnych morf. Niedobór jednego lub licznych składników pokarmowych powodował zwykle wzrost liczby mszyc, zwłaszcza często form uskrzydłych. Nadmiar jednego składnika powodował spadek ich rozwoju i rozmnażania. Przez nawożenie można więc wpływać na dynamikę populacji tych szkodników [10]. Zwiększenie nawożenia azotowego sprawia, że niektóre gatunki roślin opóźniają wykształcanie organów generatywnych. Ich komórki są duże, soczyste, w sumie stosunek masy plazmy komórkowej do masy ścian komórkowych jest duży i to sprzyja zerowaniu szkodników zarówno o aparatach gębowych gryzących jak i kłująco-ssących. Nawożenie fosforowe i potasowe sprzyja natomiast tworzeniu tkanek mechanicznych, przyspiesza dojrzewanie roślin co raczej niekorzystnie wpływa na szkodniki. Brak potasu przyspiesza starzenie się

liści, wpływa na hydrolizę i odpływ składników odżywczych ze starzejących się liści. Brak wody wzbogaca odpowiednio sok floemu w N.

W licznych pracach próbowano udowodnić duży wpływ ciśnienia osmotycznego na intensywność żerowania stawonogów o kłująco-ssących aparatach gębowych. Wyższe ciśnienie osmotyczne ma sprzyjać żerowaniu mszyc, czerwców, przedziorków. *Myzus persicae* jest według van Emdem'a i Wearing'a [13] mniej zależną od ciśnienia we floemie od *Brevicoryne brassicae*. Oba gatunki stąd różnie są ograniczane przez wysoki poziom K i dobre uwodnienie roślin.

Rośliny zaspokajają zwykle owadom jakościowe wymagania pokarmowe. O wartości pożywienia owada decyduje jednak głównie jego strawność i stopień wykorzystania w metabolizmie a to zależy od ilościowego składu komponentów. Proporcje poszczególnych składników w pokarmie decydują także o aktywności żerowania a więc ilości zjedzonego pokarmu i jego wartości. Stosunek ilościowy glukozy do aminokwasów okazał się różny w różnych odmianach grochu, a to decydowało o wrażliwości tych odmian na mszyce grochową [16].

Pokarm owada roślinożernego decyduje o jego atrakcyjności dla jego pasożytów. Stosunek liczebności płci, śmiertelność i płodność pasożyta czerwca *Aonidiella aurantii* (Mas.) zależały od rośliny żywicielskiej [Smith cyt. 16]. Substancje zawarte w roślinach wabią pasożyty na dane pole. Związki te, kairomony [4] są często gromadzone przez szkodnika, który na danej roślinie żeruje i sprawiają, że pasożyt odnajduje swojego gospodarza.

Ilościowy skład pożywki decydował nawet o wpływie temperatury na owada badanego gatunku. W miarę wzrostu temperatury szybkość rozwoju i śmiertelność zależały od pokarmu. Im pokarm był bardziej zbliżony do optimum, tym ten efekt temperatury był większy.

Przy istnieniu możliwości wyboru owad będzie wybierał pokarm o najodpowiedniejszym dla siebie składzie ilościowym i jakościowym. Gatunek polifagiczny będzie w tym względzie bardziej tolerancyjny niż gatunek oligofagiczny a zwłaszcza monofagiczny.

Coaker i Finch [5] ilustrują wpływ pokarmu i rośliny żywicielskiej na śmietki i połyśnicę marchwiankę. Muchy połyśnicy marchwianki po wylęgu muszą żerować na pokarmie węglowodanowym, aby nastąpiło dojrzewanie płciowe i została zrealizowana potencjalna płodność. Bez żerowania składają tylko pojedyncze jaja. Śmietka kiełkówka i cebulan-ka przed składaniem jaj muszą żerować na pokarmie zawierającym węglowodany i białka. Muchy śmietki cebulan-ki żerują wiosną na kwiatach licznych gatunków roślin lecz głównie nektar *Prunus avium* L. zaspokaja ich potrzeby pokarmowe. Muchy drugiego pokolenia, dla zdobycia pokarmu białkowego, zjadają strzępki grzybów lub rozkładające się substancje

roślinne. Długość okresu od wylęgu do składania jaj zależy właśnie od możliwości zaspokojenia potrzeb pokarmowych. Trudności ze zdobyciem pokarmu białkowego uniemożliwiają według tych autorów rozwój drugiego pokolenia śmietki kielkówki.

Muchy śmietki kapuścianej przyciąga zapach roślin krzyżowych percepowany przez ich czułki z odległości 30 m. Zarówno połyśnica marchwianka jak i śmietka kapuściana mogą składać jaja tylko będąc w kontakcie z rośliną żywicielską. Szereg związków (tioglikozyd sinigrina i produkty jego rozpadu — kairomony) stymulują składanie jaj przez śmietkę kapuścianą, przy czym działanie jest najsilniejsze przy zmieszaniu tych związków w ilościach takich w jakich występują w soku atakowanych roślin. CS₂ natomiast, wydzielony przez starzejącą się kapustę hamuje składanie jaj. Samice których stopy posmarowano sinigriną składały jaja na szkle. Dojrzewanie jajników tej śmietki nie zależało od chemostymulantów rośliny żywicielskiej (jak to ma miejsce przy ploniarce zbożowce) ale ilość złożonych jaj zależy od kontaktu z rośliną żywicielską. Eckenrode et al. [9] stwierdzili, że mikroorganizmy (bakterie i drożdże) rozwijające się na metabolitach kiełkujących nasion wabią muchy śmietki kielkówki dla składania jaj. Metabolity tych organizmów mogą w przyszłości być wykorzystywane dla przywabiania much.

Starzeniu się rośliny towarzyszą liczne zmiany w ich składzie chemicznym. Np. w liściach dębu wiosną jest 0,19% świeżej masy garbników, a we wrześniu jest ich 2,4%. Garbniki łączą się z białkami i tworzą się niestrawne dla owadów związki, co ujemnie wpływa na szkodniki żerujące na dębie. Starzeniu się liści roślin towarzyszy pojaw form uskrzydłych mszyc. Proces ten regulowany jest równocześnie przez fotoperiodyzm. Dojrzewanie płciowe i składanie jaj u szarańczy wędrownej jest możliwe tylko na młodych roślinach. W młodych liściach jest dużo giberelin. Dodatek gibereliny do pokarmu starszych liści przyspieszał dojrzewanie szarańczy. Działanie gibereliny jest w tym przypadku pośrednie poprzez hormony systemu nerwowego.

Samice stonki ziemniaczanej żerujące na starych liściach przestawały żerować i zapadały w stan diapauzy [29]. Stare liście jabłoni indukują pojaw zimujących samic *Tetranychus urticae*. Z wiekiem liści zmienia się w nich zawartość substancji specyficznych, aminokwasów, azotu rozpuszczalnego. Wzrost ilości asparaginy i glutaminy sprzyjał rozwojowi *Brevicoryne brassicae* i *Myzus persicae* a kwas amino-butyłowy działał niekorzystnie na *M. persicae* [11]. Płodność tych dwóch gatunków mszyc była skorelowana z zawartością rozpuszczalnego azotu w liściach kapusty brukselki, ale tylko w liściach określonego wieku [11].

Doświadczalnie stwierdzono, że płodność mszyc na roślinach traktowanych stymulatorami wzrostu i retardantami zmienia się. Bisnitrouretan

zastosowany na bób powodował zmniejszenie stężenia rozpuszczalnego azotu a stąd obniżenie wartości pokarmowej bobu dla *Aphis fabae* i obniżenie płodności oraz zmniejszenie wymiarów tych mszyc. Kwas giberelinowy również powodował obniżenie płodności *A. fabae*. CCC wydawał się mieć działanie toksyczne na *A. fabae* i *B. brassicae*. Zwiększał śmiertelność larw i obniżał zawartość aminokwasów we floemie [15].

Liczne retardanty redukowały stopień porażenia porzeczek przez *Cecidophyopsis ribis* i *Aphis varians* [26]. Stosowane na chryzantemy redukowały przeżywalność nimf *M. persicae* [30].

Niektóre rośliny (należące do 15 rodzin w obrębie *Spermatophyta* i 3 rodzin paproci) zawierają substancje działające na owady podobnie jak hormony. Te analogi hormonów mogą wpływać na powiązania owad—roślina. Związki te powodują zaburzenia sekwencji procesów rozwojowych i prowadzą do pojawu osobników zniekształconych, niezdolnych do życia i rozmnażania. Substancje te dzielone są na 2 grupy: działające jak hormony juwenilne i jak hormony linienia (ekdyson). Niekiedy rośliny zawierają te związki w dużych ilościach. Ich działanie może się ujawnić także, gdy są zjadane z pokarmem roślinnym. Rośliny zawierające je są zwykle odporne na żer owadów, szczególnie gatunków wrażliwych na nie [25, 27].

Każdy gatunek szkodnika ma określone miejsce na roślinie żywicielskiej, gdzie żeruje. Może to być żyłka liściowa (*A. fabae*) blaszka liściowa (*Myzus ornatus* Lai.), wierzchołek rośliny (*A. fabae*, *Acyrtosiphon pisum*), może to być dolna strona liści (*A. fabae*) lub górna (*B. brassicae*), pęd (ploniarka zbożówka), szyjka korzeniowa (śmietki) lub korzenie przybyszowe (*Meloidogyne hapla*). Tylko w tych miejscach szkodnik znajduje odpowiednie warunki do żerowania i rozwoju.

Szkodniki czerpią pokarm z kambium (korniki), tkanek parenchymatycznych (owady minujące) z floemu (liczne mszyce), z miąższu owoców (owocówki) i nasion (gruboudka koniczynowa). Wybór miejsca żerowania wiąże się z najłatwiejszym dostępem do odpowiedniego pokarmu. Grubość i twardość warstwy woskowej waha się znacznie w zależności od części i organu rośliny [28]. Podobne różnice dotyczą owłosienia, grubości tkanek kutikuli, rozkładu tkanek mechanicznych.

W toku rozwoju ewolucyjnego rośliny wykształciły mechanizmy odporności na atak szkodników. Odporność danej odmiany rośliny na żer szkodnika może się wiązać z jej nieakceptowaniem jako rośliny żywicielskiej, z niekorzystnym wpływem danej odmiany roślin na rozwój i rozmnażanie szkodnika (antybioza) i z tolerowaniem uszkodzeń przez roślinę. Dąbrowski [6] podaje szereg przykładów różnych mechanizmów odporności roślin na nicienie, roztocze i owady.

Odporność roślin na owady może wynikać z różnych przyczyn. Może dotyczyć orientacji, żerowania i składania jaj. Roślina odporna może być gorsza jako pokarm, może utrudniać lub uniemożliwiać żerowanie owada lub może zawierać substancje toksyczne. Saxena [23] wyróżnia 6 faz, kiedy odporność może się wyrazić: 1) orientacja owada w kierunku rośliny (atraktanty i repelenty), 2) aktywność żerowania, 3) metabolizm strawionego pokarmu, 4) wzrost owada, 5) przeżywanie i składanie jaj w zależności od pożywienia, 6) składanie jaj w zależności od fizycznych i chemicznych cech rośliny.

Liczne cechy morfologiczne różnych odmian trzciny cukrowej decydowały o możliwości wnikania do rośliny i żerowania szkodliwych owadów i roztoczy. Odporność zależała jednak także od zdolności regeneracji (tolerancja szkodnika) uszkodzeń [1].

Odporność niektórych odmian ryżu na skoczki wynika z obecności w roślinach tych odpornych odmian silnych repelentów lub braku substancji stymulujących żerowanie lub obecności substancji toksycznych lub braku określonych składników pokarmowych [20].

Odporność niektórych gatunków bawełny na kwieciaka bawełnowca ma głównie charakter nieakceptacji rośliny przez chrząszcze składające jaja [19]. Podobne wnioski wysnuli Dunn i Kempton [8] badając przyczyny odporności kapusty brukselskiej na bielinka kapustnika i piętnówkę kapustnicę. Samice tych motyli nie składały jaj na odmianach o liściach czerwonych. Także zawartość lotnych substancji zapachowych wpływała na obkładanie jajami liści różnych odmian.

Pszenice odporne na ździeblarza pszenicznego północnego (*Cephus cinctus* N.) uzyskane w Kanadzie miały wypełnione źdźbło, ale także zawierały mniej wody, ilości nie wystarczające dla rozwoju szkodnika. Podobnie pszenice odmian odpornych na żółwinka (*Eurygaster integriceps* Put.) uzyskane w ZSRR powodowały wyraźne objawy niedożywienia tych pluskwiaków. Kukurydze odmian odpornych na omacnicę prosowiankę uzyskane w USA posiadały toksyczne substancje decydujące o odporności.

Odporność odmian kalafiorów, typu antybiozy, na gąsienice *Pieris rapae* i *Trichoplusia* nie znacznie wyraźniej była wyrażona w polu niż w szklarni a więc warunki zewnętrzne wpływały na stopień tej odporności [7].

Roztocz czy owad wielożerny, żerujący przez szereg pokoleń na roślinie jakiegoś gatunku, przeniesiony na rośliny innego gatunku należącego do asortymentu roślin atakowanych wykazuje często wysoką śmiertelność, niską płodność i dopiero po kilku pokoleniach rozwoju na tej roślinie rozwój się poprawia, następuje adaptacja do rośliny. Podobne zjawisko będziemy obserwować także, jeśli po okresie rozwoju szeregu pokoleń będziemy chcieli przenieść szkodnika na poprzednią roślinę żywicielską.

Wpływ rośliny żywicielskiej na populację owadów

Liczebność populacji owada jest funkcją płodności i śmiertelności i oba te parametry zależą w dużym stopniu od rośliny żywicielskiej. Gatunek, odmiana i stan rośliny żywicielskiej w ciągu okresu wegetacji decydują w dużym stopniu o dynamice populacji owada, który na niej żeruje i rozmnaża się.

Mozna wyróżnić kilka faz w rozwoju populacji: a) okres zasiedlania rośliny przez owada. Będzie to zależec od gatunku rośliny, odmiany — jej odporności. Z rośliny odpornej liczne osobniki będą odlatywać uznając pokarm za nieodpowiedni, b) okres osiedlania się na roślinie. Roślina będzie decydować o płodności. Płodność tego samego gatunku może wzrastać nawet kilkadziesiąt razy, gdy pokarm się poprawia, staje się optymalny, c) okres rozwoju larw — ich śmiertelność. O tej śmiertelności w dużym stopniu decyduje odporność i obronność rośliny. Larwy mogą ginąć gdyż pokarm będzie dla nich niedostępny, roślina może otaczać larwy twardymi tkankami lub roślina porażona będzie mieć zmieniony metabolizm w kierunku niekorzystnym dla szkodnika, d) okres rozwoju populacji owada. W tym okresie nadal funkcjonują mechanizmy obronne rośliny, które wpływają na intensywność żerowania, długość życia osobników dorosłych. Zależy to od zmian zachodzących w roślinie, od jej procesu starzenia się. Starzenie doprowadza do diapauzy a więc wzrost populacji się zatrzymuje.

Roślina wpływa także na zdrowotność owada — jego odporność na porażenie przez chorobotwórcze patogeny, na odporność na inne niekorzystne czynniki środowiska oraz na pestycydy. Nawet jeśli występują liczne pasożyty i drapieżce, ale szkodnik rozwija się na wrażliwej roślinie, działanie tych wrogów naturalnych może nie ograniczać liczebności populacji szkodnika, jego liczebność będzie się utrzymywać na wysokim poziomie. Połączone działania wrogów naturalnych i odporności rośliny sprawia, że często szkodliwy gatunek nie przekracza progu zagrożenia [12].

Liczebność drapieżców i pasożytów, jak również ich zdolność odszukiwania szkodnika, penetrowania rośliny zależą często od budowy rośliny (owłosienie liści, występowanie wosku, kąt ułożenia liści).

Na roślinie ma miejsce konkurencja wewnątrzgatunkowa o pokarm. Nasila się ona, gdy liczebność szkodnika silnie wzrasta. Zniszczenie całej rośliny prowadzi do gwałtownego spadku populacji. Następuje wtedy kanibalizm, spadek płodności i wzrost śmiertelności, diapauza i emigracja. Jeśli owad atakuje tylko określony organ rośliny lub liście określonego wieku, konkurencja o ten pokarm będzie bardzo silnym czynnikiem ograniczającym liczebność populacji. Przy określonym zagęszczeniu mszyc,

lub pogorszeniu pokarmu następuje pojaw form uskrzydłych, które migrują z rośliny.

Także rozmieszczenie roślin na polu, rozstawa, ma wpływ na dynamikę i liczebność populacji. Mszyca burakowa a zwłaszcza płaszczyniec burakowy występowały w czasie nalotu na polach buraków głównie przy brzegu. Rozlot ich następował później. Obecnie, w związku z wysiewem punktowym szkodniki te znajdują dobre warunki do licznego pojawu na całych polach.

Podsumowanie

Roślina żywicielska, poprzez swoją budowę i chemizm wpływa na zachowanie się i procesy fizjologiczne owada oraz na dynamikę liczebności jego populacji. Jakościowe wymagania owadów są przez rośliny zwykle zaspokajane. Ilościowy skład ok. 25 komponentów rośliny decyduje jednak o intensywności żerowania, strawności i stopniu wykorzystania pokarmu przez owada.

Zmiany zachodzące w roślinie na skutek nawożenia, stosowania substancji wzrostowych, retardantów, na skutek procesów starzenia się rośliny bardzo silnie wpływają na owady, w różny sposób. Gatunki i odmiany roślin odpornych ograniczają osiedlanie się szkodnika na roślinie, jego płodność, żywotność i rozwój, zjawisko to wykorzystujemy w szerokiej praktyce rolniczej.

LITERATURA

1. Agarwal R. A.: Morphological characteristics of sugarcane and insect resistance. W: *Insect and Host Plant*, J. de Wilde, L.M. Schoonhoven, North Holland Publ. Co., s. 767—776, 1969.
2. Auclair J.L.: *Ann. Rev. Entomol.*, vol. 8, s. 439—490, 1963.
3. Boczek J.: *Pol. Pismo Entomol.*, vol. 44, s. 461—465, 1974.
4. Boczek J.: *Ochrona Roślin*, nr 2, (w druku), 1977.
5. Coaker T.H., Finch S.: *Insect/Plant Relationships*, ed.: H.F. van Emden, s. 119—128, 1973.
6. Dąbrowski Z.T.: *Podstawy odporności roślin na szkodniki*. PWRiL, 164, s. 1976.
7. Dickson M.H., Eckenrode C.J.: *J. econ. Entomol.*, vol. 68, s. 757—760, 1975.
8. Dunn J.A., Kempton D.P.H.: *Ann. appl. Biol.*, vol. 82, s. 11—19, 1976.
9. Eckenrode C.J., Harman G.E., Webb D.R.: *Nature, Lond.*, vol. 256, nr 5517, s. 486—487, 1975.
10. El-Tigani M.E.: *Wiss. Z. Univ. Rostock*, vol. 11, s. 307—324, 1962.
- 10a. van Emden H.T., Bashford M.A.: *Entom. exp. appl.*, vol. 12, s. 349—360, 1969.
11. van Emden H.T., Bashford M.A.: *Entom. exp. appl.*, vol. 14, s. 349—360, 1971.
12. van Emden H.T., Way M.J.: *Insect/Plant Relationships*, Symp. Roy. Entom. Soc. London, nr 6, s. 181—199, 1973.
13. van Emden H.T., Wearing C.H.: *Ann. appl. Biol.*, vol. 56, s. 323—324, 1965.
14. Fraenkel G.: *Insect and host plant*, J. de Wilde, L.M. Schoonhoven (ed.) North Holland Publ. Co., s. 473—486, 1969.
15. Honeyborne C.H.B.: *J. Sci. Fd. Agric.*, vol. 20, s. 388—390, 1969.
16. House H.L.: *Insect and Host plant*, J. de Wilde, L.M. Schoonhoven (ed.) North Holland Publ. Co., s. 651—669, 1969.
17. Hsiao T.H.: *Insect and host plant*, J. de Wilde, L.M. Schoonhoven (ed.) North Holland Publ. Co., s. 777—788, 1969.
18. Mackauer M., Way M.J.: In: *Studies in Biological Control*, IBP, vol. 9, s. 51—120, 1976.
19. Maxwell F.G., Jenkins J.N., Parrott W.L., Buford W.T.: *Insect and host plant*. J. de Wilde, L.M. Schoonhoven (ed.) North Holland Publ. Co., s. 801—810, 1969.
20. Pathak M.D.: *Insect and host Plant*. J. de Wilde, L.M. Schoonhoven (ed.), North Holland Publ. Co., s. 789—800, 1969.
21. Rothschild M.: In: J.B. Harborne, *Phytochemical ecology*, Academic Press, vol. 1, s. 1—24, 1972.
22. Rothschild M.: *Insect/plant relationships*: Symp. Roy. Entom. Soc. London, nr 6, s. 59—83, 1973.
23. Saxena K.N.: *Ent. exp. and appl.*, vol. 12, s. 751—766, 1969.
24. Schoonhoven L.M.: *Insect/plant relationships*, symp. Roy. Entom. Soc. London, nr 6, s. 87—99, 1973.
25. Slama K.: *Insect and host plant*, J. de Wilde, L.M. Schoonhoven, (ed.) North Holland Publ. Co., s. 721—728, 1969.
26. Smith B.D.: *J. Sci. Fd. Agric.*, vol. 20, s. 398—440, 1969.

27. Southwood T.R.E.: Insect/plant relationships; symp. Roy. Entom. Soc. London, nr 6, s. 3—30, 1973.
28. Tulloch A.P.: Phytochemistry, vol. 12, s. 2225—2232, 1973.
29. de Wilde J., Bongers W., Schooneveld H.: Insect and host plant, J. de Wilde, L.M. Schoonhoven (ed.), North Holland Publ. Co., s. 714—720, 1969.
30. Worthing C.R.: J. Sci. Fd. Agric., vol. 20, s. 394—397, 1969.